Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Untersuchungen über Laubfall.

Von Dr. **Hans Molisch,**
Privatdocenten an der Wiener Universität.

(Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität. XXXI.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Februar 1886.)

In den meisten bisher über Blattfall erschienenen Untersuchungen handelte es sich fast ausschliesslich um die Feststellung anatomischer Thatsachen, namentlich um die kurz vor oder während des Laubfalles im Blattgelenke vor sich gehenden Veränderungen. Dies war auch in der grundlegenden Arbeit H. v. Mohl's[1] der Fall. Die Physiologie des Laubfalles jedoch ist meines Wissens nur ein einziges Mal mit Erfolg in Angriff genommen worden, und zwar von Wiesner[2].

Wir werden im Laufe der eigenen Untersuchungen vielfach Gelegenheit haben, auf die zahlreichen von dem genannten Forscher festgestellten Thatsachen zurückzukommen, hier sei nur bemerkt, dass Wiesner's Experimente sich ausschliesslich auf die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse beziehen, die Frage nach den Ursachen des Laubfalles überhaupt hiebei jedoch noch nicht in Betracht kam. Diese Frage, wenn auch nicht in ihrem ganzen Umfange, so doch theilweise ihrer Lösung entgegenzuführen, schien mir eine dankbare Aufgabe, dies um so mehr, als wir ja bis heute über ganz naheliegende Dinge, wie über den Einfluss des Lichtabschlusses, der gesteigerten Transspiration, der mangelhaften Wasserzufuhr, des Sauerstoffes u. s. w., auf den Laubfall entweder gar nicht oder nur ganz oberflächlich unterrichtet sind. Einen historischen Abriss über die Lehre vom Laub-

[1] Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitg. 1860.

[2] Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 1871.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

fall zu bringen, halte ich für überflüssig, da Mohl und Wiesner in den beiden vorher genannten Schriften darüber ausführlich berichten und ich ohnedies auf ältere Untersuchungen, soweit sie mit den folgenden verknüpft sind, stets zurückgreifen werde.

I.

Bemerkungen zum Laubfall bei gehemmter Transspiration.

Es ist eine namentlich von Wiesner durch genaue Versuche vollkommen erwiesene Thatsache, dass Zweige unserer Holzgewächse, in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum gebracht, ihre Blätter nach mehreren Tagen abwerfen.[1] Wiesner's diesbezügliche Versuche beziehen sich durchwegs auf in ziemlich trockener Luft vorkommende, an starke Transspiration gewöhnte einheimische Holzgewächse. Ob auch andere Pflanzen mit fallenden Blättern, ob beispielsweise Pflanzen, welche von Natur aus feuchte Luft lieben und für gewöhnlich wenig transspiriren, bei vollständiger Hemmung der Transspiration ebenfalls ihr Laub abwerfen, wurde bisher nicht geprüft. Das prächtige Gedeihen der Warmhauspflanzen in einer an Wasserdampf so reichen Atmosphäre, die üppige Entfaltung von *Croton*, *Ardisia*, *Ficus elastica* und vielen anderen Pflanzen in geschlossenen feuchten Mistbeeten liess auf das Bestimmteste vermuthen, das viele derselben auch in völlig dunstgesättigtem Raume ihre Blätter behalten werden. Dies ist auch thatsächlich der Fall. Ich habe seit drei Monaten, Coleushybriden, *Goldfussia isophylla*, *Boehmeria argentea* unter mit feuchtem Sande abgesperrten Glasglocken bei vollständig unterdrückter Verdunstung stehen, ohne eine Ablösung der Blätter zu bemerken. Die Pflanzen wuchsen bedeutend, bildeten neue, allerdings kleinere Blätter und behielten die alten. Derartige Pflanzen verhalten sich demnach in absolut feuchtem Raume ganz anderes als unsere Holzgewächse oder, allgemeiner gesagt, als die stark transspirirenden, in verhältnissmässig trockener Luft lebenden Pflanzen und es wäre weit gefehlt, wollte man die mit letzteren erhaltenen Resultate auf die ersteren übertragen.

---

[1] Wiesner, l. c. p. 37 etc. Unter denselben Bedingungen lösen sich nach meinen Beobachtungen auch die Internodien von *Ephedra graeca* und *Viscum album* von einander ab.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

II.

Einfluss der gesteigerten Transspiration und der mangelhaften Wasserzufuhr auf den Blattfall.

Im vorigen Capitel ist darauf hingewiesen worden, dass viele Pflanzen, wenn sie aus einem verhältnissmässig trockenen Raume in einen sehr feuchten gebracht werden, ihre Blätter abwerfen; hier soll nun gezeigt werden, dass derselbe Effect erzielt wird, wofern man Pflanzen aus recht feuchter Luft in trockene bringt, sie also einer gesteigerten Transspiration aussetzt.

Diese Erscheinung ist namentlich im Kreise der Pflanzenzüchter nicht ganz unbekannt, sie hat jedoch meines Wissens von wissenschaftlicher Seite eine genauere Prüfung bisher nicht erfahren.

Wenn der eben angedeutete Versuch gelingen soll, dann darf der Wechsel der Luftfeuchtigkeit nicht ein allzu schroffer sein, d. h. es darf die Transspiration nicht plötzlich allzu sehr gesteigert und die Wasserzufuhr nicht vollends unterbrochen werden. Ja es genügt in der Regel die momentane Unterbrechung der Wasserzuleitung bei ungeänderten Transspirationsverhältnissen allein, um das Gelingen des Versuches vollends zu vereiteln. So erklärt es sich, warum beispielsweise durch Sturm oder sonst wie im Walde abgebrochene Zweige ihre rasch welkenden und eintrocknenden Blätter behalten. Das Verhalten derartiger Zweige ist auch ganz natürlich und begreiflich, wenn man bedenkt, dass sich die Ablösung der Blätter nur unter Intervention der sogenannten Trennungsschichte im Blattgrunde vollziehen kann, eine solche aber wegen der allzu raschen Eintrocknung des Blattes nicht zur Ausbildung kommt. Legt man jedoch abgeschnittene Sprosse unserer Holzgewächse in ziemlich feuchte Luft, etwa auf den feuchten Sand eines Warmhauses, so welken sie, obwohl von jeder Wasserzufuhr entblösst, nur sehr langsam und verlieren viele ihrer Blätter.

Dagegen werfen abgeschnittene Zweige von Pflanzen, welche ihrer Organisation wegen auffallend langsam transspiriren, selbst in verhältnissmässig trockener Zimmerluft liegend, ihre Blätter nach und nach ab. Ein solches Verhalten zeigen viele Succulenten, z. B.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sprosse von *Crassula obligua*, *Echeveria*-Arten, *Peperonia trichocarpai*; ferner *Begonia*-Arten. *Pereskia aculeata*, *Abies pectinata*, *Abies excelsa* und die an den Scheinknollen haftenden Blätter vieler Orchideen (*Xylobium squalens*, *Coelogyne cristata* Lindl., *Oncidium microphyllum* etc.). Viele von diesen Zweigen bleiben länger als einen Monat, *Crassula obligua* sogar länger als 3 Monate am Leben. Während dieser Zeit beginnen die Blätter und zwar die untersten zuerst zu schrumpfen und fallen schliesslich ab.[1] *Crassula*-Zweige zerfallen überdies durch Lostrennung einzelner Internodien von einander in mehrere Stücke.

Bei *Pelargonium zonale* kommt es unter obigen Verhältnissen innerhalb 2—3 Wochen zur Ausbildung von Trennungsschichten, aber die inzwischen vertrockneten Blätter bleiben, wenn auch nur lose, haften. Unter Wasser getaucht lösen sie sich offenbar in Folge einer plötzlichen Turgorsteigerung in der Trennungszone binnen wenigen Stunden ab.

Wie sehr gesteigerte Transspiration besonders in Verbindung mit verminderter Wasserzufuhr die Entlaubung vieler Gewächse bedingt, dies tritt in besonders auffallender Weise bei jenen Pflanzen hervor, welche eine feuchte Atmosphäre lieben, z. B. bei Warmhauspflanzen. Ein sehr geeignetes Versuchsobject in dieser Richtung ist *Boehmeria argentea*.

Versuch. Von einem im feuchten Warmhaus befindlichen Stocke dieser Pflanze wurden zwei möglichst gleiche Zweige abgeschnitten, beide mit ihrer Basis (Schnittfläche) ins Wasser getaucht, der eine (*A*) bei der Mutterpflanze im Warmhause belassen, der andere (*B*) jedoch in dem ebenso warmen, aber trockenen Experimentirraum[2] aufgestellt. Feuchtigkeit im Warmhause = 82—85, F. im Exper. = 56—68 Temp. 23—26° C.

Nach 6 Stunden begann Zweig *B* zu welken, nach 24 Stunden waren die Blätter ziemlich schlaff. Nach 2 Tagen fielen 5 Blätter von selbst, 7 bei der leisesten Erschütterung ab. Das jüngste und das älteste zufällig unter Wasser tauchende Blatt[3] verblieb auf

---

[1] Bei Erica nur die ältesten.

[2] In diesem, zum Gewächshause des pflanzenphysiologischen Institutes gehörigen Raume wurden fast alle meine Versuche ausgeführt.

[3] Die Erscheinung, dass untergetauchte Blätter erst nach langer Zeit abfallen, ist auf pag. 171 etc. ausführlich besprochen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dem Zweige. Der zweite, im Warmhause also unter normalen Verhältnissen befindliche Spross (*B*) blieb beständig frisch, schlug an der unteren untergetauchten Stengelpartie Wurzel und verlor selbst nach vielen Wochen kein einziges Blatt. Sprosse von *Impatiens Sultani, Goldfussia isophylla, G. glomerata, Ruellia ochroleuca, Hibiscus puniceus, Croton*-Arten, *Poinsettia* sp. zeigten als sie demselben Versuche unterworfen wurden, ein im Wesentlichen gleiches Verhalten. Innerhalb 1—2 Wochen verloren die im trockenen Raume befindlichen Zweige die Mehrzahl ihrer Blätter, während die im Warmhause belassenen ihre turgescenten Blätter insgesammt behielten und sich gleichfalls nicht selten bewurzelten.

Bemerkenswerth ist, dass derartige Zweige in trockener Luft anfänglich stark welken, dann aber, nachdem sie die ältesten und älteren Blätter abgeworfen, sich wieder erholen. Anfänglich wird eben in Folge der grossen verdunstenden Oberfläche bei Weitem mehr Wasser abgegeben als aufgenommen. Daher das Welken. Später wird, sobald durch die theilweise Entlaubung das richtige Verhältniss zwischen Transpiration und Wasseraufnahme wiederhergestellt ist, der Spross wieder frisch und behält sogar für lange Zeit seine jüngeren nunmehr turgescenten Blätter.

Versuche mit bewurzelten Pflanzen.

1. Eine dem feuchten Warmhause (F = 83—87) entnommene *Begonia insignis* (kräftige Pflanze mit 22 Blättern) wurde im trockenen Experimentirraume aufgestellt und von nun an nicht mehr begossen. Feuchtigkeit im Warmhause 81—85, Feucht. im Exp. 70—75, Temp. in beiden 17—20° C.

Versuchsdauer nach Tagen	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung
Nach 1	2	
„ 4	6	
„ 7	8	Pflanze welk.
„ 12	9	Zweige hängen schlaff abwärts.
„ 17	13	
„ 20	18	

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. Zwei im feuchten Warmhause erwachsene, je mit 8 Blättern versehene *Coleus* wurden im trockenen Raume gesteigerter Transspiration ausgesetzt. Die eine Pflanze (*A*) wurde von jetzt an gar nicht mehr begossen, die andere (*B*) jedoch regelmässig. Sonst Alles wie vorher.

A liess schon nach 5 Tagen fünf ihrer ältesten Blätter fallen, *B* eben so viele, aber erst nach 21 Tagen. Es bedurfte mithin im letzteren Falle, wo nur starke Transspiration im Spiele war, viel längerer Zeit, um die Blätter zum Fallen zu bringen, als im ersteren Falle, wo neben intensiver Verdunstung auch noch mangelhafte Wasserzufuhr mitwirkte.

3. Ich stellte 5 kräftige an die Atmosphäre des Warmhauses gewöhnte *Croton*-Bäumchen (50—150 Ctm. hoch) in den trockenen Raum. Feuchtigkeit und Temperatur wie vorher. Die Erde der Pflanzen wurde während der ganzen Versuchsdauer möglichst gleichmässig feucht gehalten.

Innerhalb drei Wochen waren alle Bäumchen in Folge der gesteigerten Transspiration fast vollständig entblättert. Die eben angeführten Versuche beweisen zur Genüge, dass Pflanzen, welche in feuchter Luft zu leben gewöhnt sind, ihre Blätter theilweise oder völlig abwerfen, sobald sie trockener Luft oder ungenügender Wasserzufuhr oder beiden zugleich ausgesetzt werden[1]. Vom biologischen Standpunkte ist diese Erscheinung sehr verständlich, die Pflanze sucht eben in Zeiten der Wassernoth ihre verdunstende Oberfläche durch Abstossen der Blätter möglichst zu verkleinern, um Stengel und Knospen vor völligem Austrocknen zu bewahren.

Da es eigentlich bei dieser Art des Blatt falls meiner Ansicht nach nur darauf ankommt, den Wassergehalt der ganzen Pflanzen

---

[1] Es scheint mir nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, dass viele solcher Pflanzen auch in verhältnissmässig trockener Luft ihre Blätter behalten können, wenn sie an diese ganz allmählich gewöhnt werden. Bei dieser von Gärtnern mit grossem Geschick betriebenen „Abhärtung" werden die anfänglich zarten und weichen Blätter derb, die Transspirationswiderstände werden durch starke Cuticularisirung der Membranen bedeutend grösser, kurz die Pflanzen passen sich den neuen Verhältnissen an und gedeihen, selbst im freien Lande und bei starker Besonnung, ganz ausgezeichnet. *(Begonia, Abutilon, Coleus, Ficus elastica etc.)*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und somit auch der Blattgelenke auf ein gewisses Minimum herabzusetzen, so müssen auch nicht immer beide Ursachen zusammenwirken, es genügt schon oft eine.

Soviel über Warmhauspflanzen, und wir gehen nun zu Gewächsen über, welche gerade keine feuchte Atmosphäre lieben. Da sei denn gleich bemerkt, dass solche Pflanzen in trockenem Raume, falls ihnen dauernd kein Wasser geboten wird, nur ihre ältesten Blätter abwerfen, die übrigen aber beibehalten. Die letzteren welken, schrumpfen, verfärben sich häufig, aber sie sitzen am Zweige fest.

Es gelingt jedoch in überraschend kurzer Zeit alle oder die Mehrzahl der Blätter zu Falle zu bringen, sobald man die abgewelkte und in trockener Erde stehende Pflanze plötzlich so reichlich mit Wasser versieht, dass der Boden völlig durchnässt wird. Ich verdanke die Kenntniss dieser höchst interessanten Thatsache einer privaten Mittheilung des Herrn Prof. Wiesner, der im Jahre 1881 darüber eine Reihe von Versuchen machte und mir seine Aufzeichnungen gütigst zur Verfügung stellte.[1] Ich erlaube mir aus denselben folgende zwei Versuche dem Wortlaute nach hervorzuheben.

a) „Eine im Blühen befindliche *Azalea indica* wurde im trockenen Raume stehen gelassen und nicht begossen, bis die Blätter ganz welk wurden. Hierauf wurden die Wurzeln durch Begiessen der Erde stark angenässt und die Pflanze im trockenen Raume (Zimmer) belassen. Nach einigen Stunden war die Pflanze entblättert.

b) Eine ebensolche Pflanze wurde stets bis zum Welkwerden stehen gelassen und hierauf nicht nur der Boden, sondern auch die Blätter durch Besprengen feucht gehalten. Die Entblätterung trat noch früher als bei (*a*) ein.

Genau so verhalten sich auch abgeschnittene Zweige."

Aus diesen Versuchen schloss Wiesner mit Recht, dass eine plötzliche Turgorsteigerung die Zellen der Trennungsschichte zum Auseinanderweichen und das Blatt hiedurch zum Abfallen bringe.

[1] Hiefür sowie für die vielfache Anregung, die mir mein hochverehrter Lehrer Herr Prof. Dr. Julius Wiesner bei der Ausführung dieser Arbeit zutheil werden liess, sage ich meinen besten Dank.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich wiederholte diese Versuche mit *Azalea indica, Evonymus japonicus, Fuchsia (Hybride), Lantana* sp., *Goldfussia isophylla, Mimosa pudica, Ficus elastica*[1] und gelangte im Wesentlichen ganz zu demselben Resultate; Unterschiede traten nur insoferne ein, als in vielen Fällen die Entlaubung zwar schon einige Stunden nach der Bewässerung und Besprengung anhub, bis zu ihrer Vollendung jedoch 1—2 Tage und mehr verflossen. Auch blieben die jüngsten Blätter von der Ablösung häufig verschont. Folgender Versuch mit *Evonymus japonicus* sei hier mitgetheilt.

Ein dem Freien entnommenes Exemplar wurde in dem gewöhnlichen Versuchsraume aufgestellt und durch 14 Tage nicht begossen. Während dieser Zeit waren 8 Blätter abgefallen, die anderen sehr welk geworden, manche sogar dem Vertrocknen nahe. Nun wurde reichlich begossen. Nach 24 Stunden fielen 75, nach weiteren 24 Stunden 77 und Tags darauf die übrigen 46, also innerhalb 3 Tagen 198 Blätter ab. Jetzt war die Pflanze kahl.

Ich habe mich bei dieser Pflanze, sowie auch bei den anderen durch mikroskopische Prüfung der Blattgelenke überzeugt, dass bei jenen Blättern, welche noch keine Trennungsschichte besitzen, diese während des lang andauernden Welkens angelegt und schliesslich fertig gebildet wird. Offenbar ist bei dem sehr geringen Wassergehalte der ganzen Pflanze auch die Trennungsschichte sehr wasserarm und wir dürfen uns daher auch gar nicht wundern, wenn die Zellen der genannten Schichte in ihrem turgorlosen Zustande nicht fungiren. In der Zeit nun, wenn den Blättern reichlich Wasser geboten wird, nehmen die Elemente der Trennungsschichte in Folge ihres Plasmareichthums und hohen endosmotischen Aequivalents reichlich Wasser auf,

[1] Bei dieser Gelegenheit sei bemerkt, dass *Eupatorium adenophorum* Sprgl., eine bei uns in Glashäusern häufig gezogene Composite, ihre Blätter, obwohl sie mehrjährig und von holziger Beschaffenheit ist, überhaupt nicht abwirft. Die alten Blätter vertrocknen, bleiben aber lange Zeit haften. Ich habe an dreijährigen Zweigen vertrocknete und noch immer festsitzende Blattstiele gefunden. — Die Blätter lösen sich von den Sprossen auch nicht ab, wenn man die Pflanzen lange Zeit nicht begiesst und hierauf im abgewelkten Zustande plötzlich mit viel Wasser versorgt. Wir haben es demnach in dem Eupatorium mit einem dicotylen Gewächs zu thun, welches trotz seiner Mehrjährigkeit nicht die Fähigkeit besitzt, Trennungsschichten zu bilden. Dies ist umso auffallender, als ja diese Eigenschaft vielen krautartigen, selbst einjährigen Pflanzen, häufig zukommt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vergrössern sich bedeutend, runden sich ab, drücken auf einander und gehen schliesslich, wahrscheinlich unter gleichzeitiger Auflösung ihrer Mittellamellen, aus dem Verbande.

Es wurde schon früher angedeutet, dass bei all' diesen Versuchen in dem verminderten Wassergehalte des Blattes und Blattgrundes die wesentliche Ursache der Bildung einer Trennungsschichte zu suchen sei. Auch Wiesner[1] hat unter Anderem aus der Thatsache, dass Blätter, an deren Basis die Stammrinde entfernt wurde und die in Folge dessen wasserärmer wurden, früher ihre Trennungsschichten bilden, als normale, geschlossen, dass eine bestimmte Verminderung der Wassermenge des Blattes zur Bildung der Trennungsschichte führt. Wir können jetzt hinzufügen, nicht nur zur Entstehung der Trennungsschichte, sondern häufig auch zur Ablösung des Blattes, entweder ohne jedweden weiteren Einfluss, wie bei allen langsam transspirirenden Pflanzen (Succulenten etc.) oder nach Herbeiführung einer raschen Turgorsteigerung.

Nun wird auch die von Wiesner festgestellte Thatsache vollkommen verständlich, wonach abgeschnittene und mit der Schnittfläche ins Wasser eingestellte Zweige gewöhnlicher Holzgewächse ihre Blätter früher abwerfen, als analoge am Baume verbliebene.[2] Solche im Wasser stehende Zweige verlieren bekanntlich nach den Untersuchungen von de Vries[3] und v. Höhnel[4] in wenigen Tagen die Fähigkeit, mit ihrer Schnittfläche genügend Wasser aufzunehmen und verwelken. Da aber das langsame Abwelken, wie oben gezeigt wurde, den Anstoss zur Bildung der Mohl'schen Schichte und in weiterer Folge zur Ablösung des Blattes gibt, so dürfen wir uns nicht wundern, wenn derartige Zweige ihre Blätter früher abstossen, als wenn sie am Baume verblieben wären.[5] Dass diese meine Erklärung richtig ist, geht auch aus interessanten von Wiesner herrührenden

[1] l. c. pag. 26.

[2] l. c. pag. 27.

[3] Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Arbeiten d. bot. Institutes in Würzburg, I. Bd., pag. 287 etc.

[4] Bot. Zeitg. 1879. pag. 296 etc.

[5] Gleiches gilt auch von den Internodien von *Ephedra graeca*, da diese im abgewelkten Zustande sich mittelst Trennungsschichten ebenfalls von einander trennen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuchen hervor, denen zufolge Zweige, durch deren Schnittwunde Wasser vermittelst künstlicher Druckkraft eingepresst wird, ihre Entlaubung bedeutend verzögern.[1]

Ähnliche Bedingungen, wie sie künstlich in den auf p. 154 bis 155 angeführten Experimenten geschaffen wurden, dürften nicht selten auch in der freien Natur zusammentreffen und eine frühzeitige Entlaubung der Holzgewächse zur Folge haben. Allein es darf die Austrocknung des Bodens nicht allzu rasch erfolgen und nicht allzulange andauern, sonst tritt die von Gr. Kraus[2] eingehend geschilderte Sommerdürre der Holzgewächse ein, welche bloss zur völligen Eintrocknung der Blätter und auch des Blattgelenks, aber nicht zum Laubfall führt. Dies ist namentlich da der Fall, wo die Holzgewächse, auf felsigem Untergrund und magerer Krume stehend, oft länger als einen Monat unter trockenen Winden und intensiver Besonnung zu leiden haben und lange Zeit vom Regen nicht erfrischt werden. Unter solchen Umständen welkt das Blatt zu rasch und stirbt, bevor es noch Zeit gefunden, eine Trennungsschichte zu bilden. Diese Erklärung erscheint mir deshalb richtig, weil abgeschnittene Sprosse unserer Holzgewächse, an der Luft liegend, ihre vertrockneten Blätter gleichfalls behalten, dagegen bei langsamen Welken in mässig feuchtem Raume das Laub abwerfen und ferner, weil man die Erscheinung der Sommerdürre, wie ich mich überzeugte, auch an Topfpflanzen *(Abutilon)* hervorrufen kann, wenn man dieselben in einen sehr trockenen Raum stellt und den Wurzelballen sehr rasch austrocknen lässt.

Auf mangelhafte Wasserzufuhr ist zweifelsohne auch jener Blattfall zurückzuführen, der nicht selten bei Gewächsen auftritt, die aus dem freien Lande ausgehoben und in Blumentöpfe gepflanzt werden. Die Gärtner setzen sehr häufig Abutilon, Myrten, Fuchsien aus den Töpfen ins freie Land, weil sie hier üppiger gedeihen und in verhältnissmässig kurzer Zeit eine bedeutende Grösse erreichen. Werden nun die betreffenden Pflanzen im Herbste wieder eingepflanzt, dann wird natürlicherweise das ganze Wurzelsystem, besonders die für die Wasseraufsaugung so

---

[1] l. c. pag. 28 etc.

[2] Bot. Zeitg. 1873.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wichtigen feineren Auszweigungen empfindlich geschädigt. In Folge dessen nimmt die im Topfe befindliche Pflanze sehr wenig Wasser auf, fängt, oft selbst in ziemlich feuchtem Raume stehend, zu welken an und wirft schliesslich, namentlich, wenn die Ausbildung junger Wurzeln länger auf sich warten lässt, einen grossen Theil des Laubes ab. Ich habe Hunderte von Myrten gesehen, welche auf diese Weise ihr Laub und viele Abutilon, welche aus gleichen Gründen Laub und Blüthenknospen[1] verloren haben.

Als ein hieher gehöriger Fall ist höchstwahrscheinlich die Schütte junger Kiefer zu betrachten. Frank spricht sich über dieselbe in seinem Buche über Pflanzenkrankheiten folgendermassen aus: „Nach den vieljährigen, darüber angestellten Beobachtungen Ebermeyer's ist kaum zu bezweifeln, dass die Schütte die Folge ist einer durch die warme Frühjahrssonne in den Nadeln angeregten Verdunstung, während gleichzeitig die Wurzeln in dem noch kalten Boden noch keine wasseraufsaugende Thätigkeit ausüben, so dass die Pflanzen, die noch nicht im Besitze eines sehr entwickelten Holzkörpers sind, also selbst wenig Wasser enthalten, alsbald den Nadeln keine genügende Feuchtigkeit mehr zuführen können." Diese werden daher braun oder rostbraun, vertrocknen und fallen endlich massenhaft ab.[2] — Ganz ähnliche Ursachen, wie bei der Schütte der Kiefer, sind neben anderen meiner Ansicht nach auch bei der herbstlichen Entlaubung der Holzgewächse im Spiele, nur in viel geringerem Grade. Während der kühlen Herbstnächte wird sich sehr bald eine bedeutende Abkühlung des Bodens und bei dem Erscheinen warmer Tage eine sehr beträchtliche Differenz zwischen Boden- und Lufttemperatur einstellen. Die Wurzeln werden mithin in dem

[1] Wie rasch sich Blüthen und deren Knospen bei geringer Wasserzufuhr und verstärkter Transspiration ablösen, lässt sich sehr schön an Begonien beobachten. Eine im feuchten Warmhause gezogene *Begonia tuberosa* wurde im ebenso warmen geheizten Zimmer aufgestellt und nicht mehr begossen. Innerhalb 6 Tagen waren alle (28) Blüthen und Blüthenknospen abgefallen.

[2] Damit soll durchaus nicht gesagt sein, dass das auffallend rasche Abfallen der Kiefernblätter (Kurztriebe) immer auf den obigen Ursachen beruhen müsse, denn es ist ja bekannt, dass Fröste oder Pilze dieselbe Erscheinung hervorrufen können. Demgemäss spricht auch P. Sorauer in seinem Handbuche der Pflanzenkrankheiten sehr passend von Frostschütte, Dürrschütte, Pilzschütte. I. Th., 2. Aufl., Berlin 1886, p. 332.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kalten Boden Wasser nicht im gehörigen Verhältnisse zu der immerhin noch lebhaften Transspiration aufnehmen, weshalb der Wassergehalt des Baumes und Blattes im Herbste um ein Bedeutendes sinken muss.[1] Hiermit ist aber schon eine Ursache zur herbstlichen Entlaubung gegeben.

III.

Stagnirende Bodennässe als Ursache des Laubfalls.

Werden Topfpflanzen an ihrem gewöhnlichen Standorte so ins Wasser gestellt, dass der Topf mit seinem unteren Theil einige Centimeter unter Wasser taucht, so kann man nach längerer Zeit an vielen Gewächsen gleichfalls eine vollständige oder theilweise Entlaubung hervorrufen. Bei den angegebenen Verhältnissen füllen sich die capillaren Räume des Bodens, die Luft aus demselben verdrängend, alsbald mit Wasser und gestatten derselben nur einen langsamen und mangelhaften Zutritt.

Die Erde wird, wie man sich mittelst Lackmuspapier überzeugen kann, wahrscheinlich der auftretenden Humussäuren wegen stark sauer und nimmt einen ausgesprochen faulen Geruch an. Es darf daher nicht Wunder nehmen, wenn das Wurzelsystem binnen einer bis wenigen Wochen erkrankt und der Pflanze weniger Wasser zuführt als dies in minder feuchtem Boden bei gesunden Wurzeln der Fall wäre, ja das Absterben der Wurzeln macht uns sogar die Thatsache verständlich, dass Pflanzen, welche stagnirender Bodennässe ausgesetzt sind, nicht selten, zumal bei starker Transspiration, welken.

Die Versuchspflanzen wurden an ihrem gewöhnlichen Orte im Gewächshause belassen und standen auf mit Wasser (3—5 Ctm. hoch) gefüllten Schalen.

Coleus warfen unter diesem Umständen schon nach 2 bis 3 Wochen ihre Blätter vollständig ab, ebenso entledigten sich in dieser Zeit *Goldfussia isophylla*, *Begonia*-Arten und *Boehmeria*

---

[1] Nach Versuchen R. Hartig's (Über die Vertheilung der org. Substanz etc. in d. Unters. aus d. forstbotanischen Institute zu München. 1882, II., pag. 38 etc.) ist der Wassergehalt der Bäume thatsächlich im Oktober sehr gering, derselbe sinkt vom Sommer gegen den Herbst zu und erreicht bei der Birke zur Zeit des Blattfalles sein Minimum.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

argentea vieler ihrer Blätter. Etwas länger lässt die theilweise Entlaubung bei *Evonymus japonicus* und *Rhododendron* auf sich warten, bei *Melaleuca alba* beschränkte sich dieselbe während 3 Monate gar nur auf die ältesten Blätter. Das Wasser an sich ist gewiss nicht die Ursache dieser Erscheinung, denn dann wäre es ja ganz unbegreiflich, warum die meisten Gewächse in Nährlösungen (sogenannten Wasserculturen) sich jahrelang ganz wohlbefinden. Offenbar sind es die im nassen humösen Boden zur Geltung kommenden Fäulnissprocesse und die Versauerung des Bodens, welche die Wurzeln angreifen und schliesslich tödten. So kann es kommen, dass eine solche Pflanze, obwohl in ganz durchnässter Erde stehend, dennoch an Wassermangel leidet, zu welken beginnt und die Blätter abwirft. Im Grunde genommen hätte diese Art von Blattfall, weil auf mangelhafter Wasserzufuhr beruhend, auch im vorigen Capitel behandelt werden können; ich habe dies jedoch absichtlich nicht gethan, weil in gewissen Fällen wenigstens, neben der gestörten Wasseraufnahme noch etwas Anderes mit im Spiele sein muss. Es fallen nämlich bei *Begonia* und *Coleus* die Blätter nicht selten im anscheinend ganz turgescenten Zustande ab. Welche Ursachen hier den Blattfall einleiten, ob geringe Nährstoffzufuhr, oder die Aufnahme schädlicher Stoffe aus dem faulenden Boden oder irgend welche andere Momente, wage ich nicht zu entscheiden.

Die verschieden lange Zeitdauer, innerhalb welcher Pflanzen im nassen Boden ihre Blätter verlieren, dürfte in erster Linie mit der Empfindlichkeit der Wurzeln gegen andauernde Bodennässe [1] und mit ihrer specifischen Transspirationsgrösse im Zusammenhange stehen.

Pflanzen, deren Wurzeln in obiger Beziehung sehr empfindlich sind und überdies stark transspiriren, werden die Blätter sehr bald abwerfen, dagegen schon viel später solche, welche durch harte lederige Blätter gegen rasche Transspiration geschützt sind.

---

[1] Wie verschieden diese Empfindlichkeit ist, geht deutlich aus der bekannten Thatsache hervor, dass manche Pflanzen z. B. *Cyperus alternifolius*, *Richardia aethiopica* Kth. und *Nepenthes*-Arten gerade dann am besten gedeihen, wenn sie mit ihren Töpfen in Wasserschalen tauchen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

IV.

Einfluss des Lichtabschlusses auf den Laubfall.

In seinen vortrefflichen Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung kam Wiesner zu dem Resultate, dass die Herabsetzung oder gänzliche Hemmung der Transspiration die Ablösung der Blätter hervorrufe.[1] Da nun die Transspirationsgrösse einer Pflanze in hohem Grade beeinflusst wird von der Beleuchtung, so zwar, dass die Verdunstung der Blätter sofort abnimmt, wenn die Beleuchtung sinkt, so schloss Wiesner, dass der im Herbste eintretenden verminderten Lichtwirkung gleichfalls ein Einfluss auf den Laubfall und zwar ein indirecter zukomme.

Die Frage, ob Lichtmangel nicht auch ganz unabhängig von der Transspiration für den Blattfall von Bedeutung sei, ist bisher noch nicht gestellt worden. Sich darüber Gewissheit zu verschaffen, konnte nicht schwer fallen. Es war nur nöthig zu beweisen, dass Pflanzen im dunstgesättigten Raume bei Lichtabschluss ihre Blätter früher verlieren als bei Lichtzutritt.

Ich unternahm es daher, speciell diesen Gegenstand und sodann das Verhalten verschiedener Pflanzen im Finstern mit Rücksicht auf die Ablösung der Blätter überhaupt zu untersuchen; dies erschien mir um so nothwendiger, als hiefür in der Literatur gar keine experimentellen Belege aufzufinden waren — abgesehen von einem einzigen von Vöchting[2] herrührenden Versuch, wonach Blätter von *Heterocentron diversifolium* im Dunkeln früher abfallen als im Lichte.

Die folgenden Versuche zerfallen in zwei Gruppen. In der ersten (*A*) befanden sich die Pflanzen im dunstgesättigten Raume. Transspiration war also ausgeschlossen.[3] In der zweiten (*B*) standen die Versuchsobjecte entweder auch unter geräumigen Glasglocken oder frei, beziehungsweise (bei Lichtabschluss) in

---

[1] l. c. pag. 44.

[2] Über Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn 1878, I. Th., pag. 232.

[3] Streng genommen ist dies eigentlich nicht wahr, da bei der langen Versuchsdauer vollständige Temperaturconstanz nicht zu erzielen, mithin nach jeder Condensirung von dampfförmigem Wasser doch wieder schwache Transspiration ermöglicht ist. Allein diese Transspiration ist eine so schwache und kurzwährende, dass man mit Beruhigung davon absehen kann.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einem grossen Dunkelkasten. Im letzteren Falle waren die Gewächse mehr normalen Verhältnissen unterworfen, denn sie konnten transspiriren. In Anbetracht des grossen Einflusses, den Feuchtigkeit und Lufttrockenheit auf den Blattfall ausüben, wurde stets darauf gesehen — und dies wird von nun an bei allen Laubfallversuchen geschehen müssen — dass die zu vergleichenden Objecte stets möglichst gleicher Luft- und falls es sich um Topfpflanzen handelte, auch gleicher Bodenfeuchtigkeit ausgesetzt waren.

A. Versuche bei Ausschluss der Transspiration.

Zwei gleich aussehende, ziemlich reich belaubte *Lantana* sp. (Topfpflanzen) wurden unter mit Wasser abgesperrten Glasglocken im Experimentirraum aufgestellt. Die Töpfe standen zur Vermeidung von Bodennässe auf kleinen Thonpostamenten. Über die eine Glocke wurde des Lichtabschlusses halber ein geschwärzter Sturz gestülpt. Temperatur 17—20° C.

1.

Lantana sp.

Versuchsdauer in Tagen	Finster	Licht
	Zahl der abgefallenen Blätter	Zahl der abgefallenen Blätter
Nach 4	2	2
„ 6	5	3
„ 12	11	3
„ 14	12	6
„ 16	17	6
„ 18	24	7
„ 22	31	8
„ 24	39	8
„ 27	41	8

Am 27. Tage war die Finsternisspflanze vollständig kahl, wenn man von den paar kleinen etiolirten Blättchen absieht, die sich während dieser Zeit gebildet hatten. Die Lichtpflanze dagegen war noch reich belaubt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2.

Versuchsbedingungen dieselben wie bei 1.

Goldfussia glomerata.

Versuchsdauer in Tagen	Finster	Anmerkung	Licht
	Zahl der abgefallenen Blätter		Zahl der abgefallenen Blätter
Nach 2	2		
„ 12	3		2
„ 15	5		2
„ 32	7		2
„ 35	10		2
„ 37	**15**	Pflanze kahl.	**2**
		Auch Internodien lösten sich ab!!	

Zu gleichem Resultate gelangte ich bei Versuchen mit *Pereskia aculeata* und abgeschnittenen Zweigen von *Mahonia Aquifolium*, *Abies pectinata*, *Ulmus campestris* und *Philadelphus coronarius:* immer fielen die Blätter im Finstern viel früher ab als im Lichte, woraus sich ergibt, dass der Lichtabschluss noch in anderer Weise als durch Hemmung der Transspiration den Laubfall im hohen Grade beeinflusst.

Wie wirkt nun die Dunkelheit? Ruft sie die Bildung der Trennungsschichte hervor oder wirkt sie nur secundär, indem sie die Zellen der Trennungsschichte durch chemische Processe, etwa durch Bildung organischer Säuren[1] aus dem Verbande bringt? Oder wirkt sie in beiderlei Weise? Es ist mir wahrscheinlich, dass das letzte der Fall ist und es ist mir gewiss, dass durch den Lichtentzug der Anstoss zur Ausbildung der Trennungsschichte gegeben wird. Natürlich konnte der letztere Punkt in

[1] Bekanntlich hat Wiesner zuerst darauf hingewiesen, dass Keimlinge und erwachsene Pflanzen im Finstern reichlicher organische Säuren bilden als im Lichte (Untersuch. über d. Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzber. d. kais. Akad. zu Wien 1874. pag. 49) und ferner darauf, dass organische Säuren die Isolirung der Zellen in der Trennungsschichte besorgen dürften. Herbstl. Entlaubung, l. c. pag. 39.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den vorhergehenden Versuchen nicht mit jenen Gewächsen entschieden werden, welche im Lichte bei gehemmter Transspiration die Blätter abwerfen. Hier ist — so hätte man sagen können — die Trennungsschichte in Folge der unterdrückten Verdunstung entstanden, die Dunkelheit sorgte nur durch secundäre Einflüsse für das raschere Auseinanderweichen der Zellen. Um diesem Einwand zu entgehen, experimentirte ich auch mit *Goldfussia glomerata* und *Pereskia aculeata*, zweien Pflanzen, welche durch zwei Monate hindurch und länger im dunstgesättigten, beleuchteten Raume stehen können, ohne Trennungsschichten zu bilden, geschweige denn die Blätter abzustossen. Da nun auch diese beiden ihre Blätter im Finstern bei Ausschluss der Transspiration verloren, die belichteten aber nicht, so ist damit der Beweis geliefert, dass die Dunkelheit auch zur Bildung der Trennungsschichten Veranlassung gibt.

B. Die Versuchsobjecte transspirirten.

Versuche 1—4 beziehen sich auf in Töpfen cultivirte, also bewurzelte Pflanzen.

1.

Gingko biloba.

Beginn des Versuches 5. October. Zwei vierjährige Bäumchen wurden unter Glasglocken licht und finster gestellt. Temp. 17—20° C.

Versuchsdauer in Tagen	Finster		Licht	
	F[1] = 90—94		F = 91—96	
	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung
Nach 14	2			Am Schlusse des Versuches sind alle Blätter noch grün.
„ 15	6	Alle abgefallenen Blätter gelb.		
„ 16	6		1	Die Pflanze behielt ihre Blätter bis über den 15. November hinaus.
„ 19	8	Pflanze kahl.	1	

[1] F bedeutet in allen Tab. die r. Feuchtigkeit des Versuchsraumes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2.

Fuchsia hybrida.

Beginn des Versuches 17. October. Zwei kräftige, kaum $^1/_3$ m. hohe Fuchsien wurden wie vorhin aufgestellt. Temp. 17—20° C.

Versuchsdauer in Tagen	Finster		Licht	
	$F = 90—94$		$F = 90—95$	
	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung
Nach 5	—		3	
„ 9	3		5	
„ 14	13	Bereits alle Blätter gelb.	5	Nur einzelne Blätter gelb.
„ 16	25		5	
„ 18	34		5	
„ 20	42		9	
„ 21	48		9	
„ 23	50		9	
„ 26	**60**	Pflanze kahl.	**9**	Pflanze fast im Vollbesitze ihrer grünenBlätter.

3.

Pereskia aculeata.

Beginn des Versuches 28. September. Sonst Alles wie vorher.

Versuchsdauer in Tagen	Finster		Licht	
	$F = 89—93$		$F = 90—93$	
	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung
Nach 4	1	Blätter werden meist gelblich, bevor sie abfallen.		
„ 10	2			
„ 13	3			
„ 17	4			
„ 19	6			
„ 26	7			
„ 29	**8**	Pflanze kahl.	**0**	Alle Blätter grün und fest

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4.

Begonia ascotiensis.

Beginn des Versuches 3. October. Beide Pflanzen waren unbedeckt, die eine stand im Dunkelkasten, die andere im Experimentirraum. Temp. 17—20° C.

Versuchsdauer in Tagen	Finster		Licht	
	$F = 72$ (Mittel)		$F = 70$ (Mittel)	
	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung	Zahl der abgefallenen Blätter	Anmerkung
Nach 2	3			
„ 5	20			
„ 7	27			
„ 8	35			
„ 9	45		2	
„ 10	62		2	
„ 11	70		2	
„ 12	83		2	
„ 16	99	Pflanze kahl. Nun beginnt sie auch die Internodien abzuwerfen.	2	

5.

Versuche mit abgeschnittenen Zweigen.

Beginn des Versuches 18. September. Trennungsschichten noch nicht angelegt. Die zu vergleichenden Zweige waren von demselben Baum und von möglichst gleichem Aussehen. Temp. 17—20° C. (Tabelle siehe pag. 167.)

Nach 13 Tagen waren also bereits im Finstern im Ganzen 20 Blätter abgefallen, im Lichte jedoch erst 4. Am Schlusse des Versuches, also nach 16 Tagen, betrug die Zahl der abgelösten Blätter im Finstern 26, im Lichte 13. Am deutlichsten zeigte sich der Einfluss des Lichtabschlusses bei *Philadelphus*, denn innerhalb der Versuchsdauer hatte der verfinsterte Zweig sämmtliche Blätter abgeworfen, der beleuchtete dagegen kein einziges. Ähnliche Resultate ergaben Versuche mit Zweigen von *Morus*

Versuchsdauer in Tagen	Finster			Licht			Anmerkung
	$F = 70$ (Mittel)			$F = 68$ (Mittel)			
	Acer camp.	*Philadelphus coron.*	*Ulmus camp.*	*Acer camp.*	*Philadelphus coron.*	*Ulmus camp.*	
	Zahl der abgefallenen Blätter			Zahl der abgefallenen Blätter			
Nach 9	3		1				
„ 10	4		3			1	
„ 11	5		4			4	
„ 12		3	8			4	
„ 13	**6**	**4**	**10**	**0**	**0**	**4**	
„ 14	6		10	2		9	
„ 15	6	9	10	3		10	
„ 16	6	10	10	3	—	10	

alba, Ligustrum vulgare, Berberis vulgaris, Prunus avium, Syringa vulgaris, Corylus Avellana, Cornus sanguinea, Aesculus Hippocastanum, Vitis vinifera, Abies pectinata, weniger deutlich war der Einfluss bei *Populus dilatata Prunus Armeniaca*, zweifelhaft bei *Robinia Pseudacacia* und *Fraxinus excelsior*.

Von dem tief eingreifenden Einflusse der Dunkelheit auf den Blattfall überzeugte ich mich überdies, als ich im Topfe cultivirte Pflanzen von *Evonymus europaeus, Viburnum Tinus L., Azalea indica, Pelargonium zonale, Impatiens Sultani, Coleus-Hybriden* und *Rhododendron arboreum* bei nahezu gleicher Feuchtigkeit licht (frei im Experimentirraum) und finster (frei im Dunkelkasten) stellte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die verschiedenen Pflanzenarten erwiesen sich gegen Lichtabschluss in ungleichem Grade empfindlich. Manche, z. B. *Coleus*, die genannte Balsamine, ferner Begonien und Fuchsien, werfen, zumal wenn der Raum nicht sehr feucht ist, schon nach 1—2 Wochen die meisten ihrer Blätter ab; die holzigen *Azaleen*, *Lantana* und *Evonymus* thun dies erst in viel späterer Zeit: den 21. September in den Dunkelkasten gestellte *Azalea-*, *Rhododendron-* und *Evonymus*-Bäumchen brauchten nahezu drei Monate, um die Mehrzahl ihrer Blätter abzustossen.

Die bei weitem grösste Resistenz zeigen in dieser Beziehung einzelne immergrüne Coniferen, z. B. *Pinus Laricio Poir.*, *Podocarpus* und *Taxus baccata*. Die letztere Pflanze (bewurzelte Topfpflanze) erwies sich gegen viermonatlichen Lichtabschluss (seit 5. October 1885 bis 5. Februar 1886) ganz unempfindlich.[1]

Wenn ich alle Erfahrungen, die ich über den Einfluss dauernder Finsterniss auf den Blattfall gemacht habe, überschaue, so möchte ich sagen: Die Pflanzen mit fallenden Blättern lassen sich in dieser Hinsicht in drei Kategorien theilen. Sehr empfindlich gegen Lichtmangel sind im Allgemeinen stark transspirirende, mit weichen Blättern versehene Gewächse *(Coleus, Fuchsia)*. schon bedeutend weniger reagiren schwächer transspirirende Pflanzen mit lederartigem, stark cuticularisirtem Laub *(Rhododendron, Azalea, Evonymus, Buxus)* und fast gar nicht empfindlich die noch weniger Wasser abgebenden immergrünen Coniferen (Föhre, Eibe).[2]

Auch die im Finstern entstandenen kleinen gelben Blättchen fallen häufig ab *(Fuchsia, Evonymus, Begonia, Coleus)*. Abweichend davon verhält sich *Pelargonium zonale*, deren etiolirte Blätter ziemlich mächtig heranwachsen und sodann in kräftig diffuses Licht gebracht, ergrünen und haften bleiben. Auf p. 169 habe ich mitgetheilt, dass ich bei Robinien- und Fraxinus-Zweigen

[1] Auch bei langsamen Abwelken verliert die Eibe ihre Blätter nicht.

[2] Die viel lebhafter transspirirenden anderen Coniferen, wie Gingko, Lärche, Tanne verhalten sich schon anders; sie werfen im Finstern die Blätter ab.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

keine klaren Resultate erhalten habe, dass deren Blätter, gleichgiltig ob beleuchtet oder nicht, entweder gleichzeitig abfielen, oder bald in dem einen, bald in dem anderen etwas früher. Es dürfte auch in diesem Falle der Lichtmangel seinen Einfluss auf den Blattfall geltend machen, derselbe dürfte jedoch hier durch andere Blattfallursachen verdeckt werden. Verläuft nämlich der Versuch unter Glasglocken, also in ziemlich feuchtem Raume, dann ist durch die Herabsetzung der Transspiration auch beim beleuchteten Sprosse eine gerade bei diesen Pflanzen sehr wirksame Ursache der Entlaubung gegeben. Der Einfluss der Finsterniss tritt mithin mehr in den Hintergrund und wird so gut wie verdeckt. Vollzieht sich hingegen der Versuch unter gewöhnlichen Feuchtigkeitsverhältnissen in freier Luft oder im Zimmer, dann beginnen die Zweige, da deren Schnittflächen ihr Saugungsvermögen bald einbüssen (vergl. das auf p. 156 Gesagte), nach wenigen Tagen schon zu verwelken. In Folge dessen fallen nach den auf p. 156 gegebenen Auseinandersetzungen auch von dem belichteten Zweige die Blätter schon zu einer Zeit ab, bevor die durch die Dunkelheit hervorgerufene Einwirkung im Parallelversuche zum Ausdruck kommen konnte. Ich zweifle jedoch nicht, dass diese letztere zur Geltung gelangen würde, wenn man mit bewurzelten Robinien oder Eschen den Versuch unter sonst natürlichen Bedingungen anstellen würde.

Bei dieser Gelegenheit will ich bemerken, dass langsames Welken — gleichgiltig ob herbeigeführt durch gesteigerte Transspiration oder durch geringe Wasserzufuhr — auf die Entlaubung viel energischer wirkt als Lichtmangel. Dies gilt wahrscheinlich von allen Gewächsen, besonders aber von jenen, welche feuchte Atmosphäre lieben. *Boehmeria argentea*, *Goldfussia glomerata*. *G. isophylla*. *Chloranthus erectus* etc. werfen die Blätter im dunstgesättigten, finsteren Raume oft erst nach einem Monat ab, im hellen trockenen Raume dagegen schon in der Hälfte der Zeit oder sogar noch früher. Noch rascher kann man den Laubfall hervorrufen, wenn man beide Factoren, Wasserentzug und Lichtabschluss auf die Pflanze gleichzeitig einwirken lässt.

Zum Schlusse dieses Capitels sei noch ein Versuch mitgetheilt, welcher den Beweis liefern soll, dass die Beeren von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ligustrum vulgare sich gegen Lichtabschluss ganz so verhalten wie Blätter.

Zwei mit vielen reifen Früchten besetzte, möglichst gleiche Zweige der genannten Pflanze wurden mit ihrer Schnittfläche ins Wasser eingestellt und sodann mit Glasglocken bedeckt. Zur Herstellung eines dunstgesättigten Raumes wurden beide mit Wasser abgesperrt und eine davon behufs Lichtabschlusses überdies noch mit einem schwarzen Sturz bedeckt. Temperatur 16—20° C. Versuchsdauer 10.—18. October.

Versuchsdauer in Tagen	Finster		Licht	
	Zahl der abgefallenen Beeren	Zahl der abgefallenen Blätter	Zahl der abgefallenen Beeren	Zahl der abgefallenen Blätter
Nach 5	35	7	6	—
„ 6	49	9	26	—
„ 7	72	9	44	—
„ 8	77	9	47	
	Zweig nun kahl.			

Am prägnantesten trat die Wirkung der Dunkelheit hervor nach dem 5. Tage. Während dieser Zeit waren im Finstern fast sechsmal mehr Früchte abgefallen als im Lichte. Die abgefallene Beere sitzt gewöhnlich auf einem kleinen Stielchen, an dessen Basis noch die Reste der Trennungsschichte zu bemerken waren. Am 8. Tage wurde der Versuch unterbrochen, zu welcher Zeit der belichtete Zweig noch viele Beeren und noch alle Blätter hatte.

V.

Sauerstoff, eine nothwendige Bedingung des Laubfalls.

Bei Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen habe ich zu wiederholten Malen die Beobachtung gemacht, dass die untersten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zufällig unter Wasser befindlichen Blätter eines Sprosses meistens viel später abfielen als die oberen in Luft befindlichen.[1] Dies musste umsomehr auffallen, als ja unter normalen Verhältnissen in der Regel die ältesten Blätter sich stets zuerst ablösen.[2]

Höchst anschaulich lässt sich das Gesagte an Gabelzweigen des ersten besten Holzgewächses demonstriren. Fixirt man einen Gabelspross derartig, dass der eine Zweig unter Wasser taucht, der Schwesterzweig sich im dunstgesättigten Raume befindet, so fallen die Blätter des Luftzweiges stets früher ab als die des Wasserzweiges.

Ich prüfte in dieser Weise Sprosse von *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Fraxinus excelsior*, *Vitis vinifera*, *Acer campestre*, *Prunus avium*, *Cornus mas*, *C. sanguinea*, *Corylus Avellana*, *Philadelphus coronarius*, *Symphoricarpus racemosus*, *Kerria japonica*, *Evonymus japonicus*, *Rhamnus alpinus*, *Azalea indica* und *Fuchsia* — immer mit demselben Erfolg.

Und die Ursache dieser Erscheinung? Die Berührung mit Wasser konnte es wohl nicht sein, weil ja in der Mehrzahl der Fälle die Blätter auch unter Wasser abfallen, nur bedeutend später als in Luft, die durch das Untertauchen hervorgerufene Hemmung der Transspiration ebenfalls nicht, da diese den Laubfall bei den eben angeführten Pflanzen gerade herbeiführen sollte.

Ich kam alsbald auf die Vermuthung, dass der unter Wasser erschwerte Luft- beziehungsweise Sauerstoffzutritt die Ausbildung der Trennungsschichte erschweren und hiedurch den Blattfall verzögern dürfte. Wäre diese Vermuthung richtig, dann müssten Zweige im sauerstoffreichen Wasser ihre Blätter viel früher verlieren als im sauerstoffarmen, ferner müsste, falls Sauerstoff für den Laubfall von wesentlicher Bedeutung ist, im sauerstofffreien Raume der Blattfall unterbleiben. Dies ist nun thatsächlich der Fall.

---

[1] Mitunter lösen sich — und dies ist gewöhnlich bei solchen Sprossen der Fall, deren Blätter im absolut feuchten Raume sehr lange haften bleiben (Tanne) — die Blätter unter Wasser früher ab als die in der Luft. Diese Erscheinung ist jedoch ganz anderer Natur, denn sie beruht einfach auf dem Abfaulen der Blätter vom Stamme.

[2] Vgl. Wiesner l. c. pag. 20.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Den 5. November wurde je ein Zweig von *Fuchsia hybrida*, *Ligustrum vulgare*, *Baccharis* sp. in einer mit ausgekochtem und selbstverständlich abgekühltem Brunnenwasser gefüllten Glaswanne untergetaucht. Durch Bedecken des Wassers mit einer etwa 2 Mm. dicken Olivenölschichte wurde der Luftzutritt möglichst gehemmt. In einer zweiten Wanne tauchten analoge Sprosse in gewöhnliches Wasser, durch welches ausserdem während der hellen Tagesstunden ein langsamer, aber continuirlicher Blasenstrom von atmosphärischer Luft geleitet wurde. Temperatur 16 bis 20° C.

Das Wasser wurde, um das Faulen der Blätter zu verhindern, alle drei Tage gewechselt. Geschieht dies nicht, dann erhält man ganz unklare Resultate, da die Blätter an ihrem Grunde sich in Folge einer durch Fäulniss hervorgerufenen Maceration ablösen.

Versuchsdauer in Tagen	Im sauerstoff**armen** Wasser			Im sauerstoff**reichen** Wasser		
	Fuchsia	*Baccharis*	*Ligustrum*	*Fuchsia*	*Baccharis*	*Ligustrum*
	Zahl der abgefallenen Blätter			Zahl der abgefallenen Blätter		
Nach 7					2	1
„ 10	1	1			6	1
„ 14	1	1	1	4	12	1
„ 17	1	1	1	9	12	4
„ 21	1	1	1	10	12	4
„ 26	1	1	1	11	14	8

Die vorstehende Tabelle zeigt wohl zur Genüge, wie durch gehemmten Sauerstoffzutritt der Blattfall unter Wasser verzögert, durch reichlichen Zutritt dagegen gefördert wird.

Es soll nun noch der Nachweis erbracht werden, dass in sauerstofffreier Luft eine Ablösung der Blätter überhaupt nicht erfolgt. Zu diesem Zwecke ging ich folgendermassen vor.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In eine grosse (20 Ctm. lange, 3 Ctm. breite) Eprouvette wurde ein kurzer beblätterter Zweig von *Azalea indica* oder *Abutilon Darwinii* möglichst weit eingeschoben, die Eprouvette mit ihrer Mündung nach unten in ein schmales cylindrisches Gefäss (sogenanntes Lapisglas) gestellt und durch Kork fixirt. Hierauf schüttete ich 1·5 Grm. feste Pyrogallussäure auf den Boden des Lapisglases, goss 60 cm³ Kalilauge vom specifischen Gewichte 1·050[1] darauf und stürzte, um das Ganze mit einem möglichst kleinen Luftvolum zu umgeben, einen schmalen, mit Wasser abgeschlossenen Glascylinder darüber. Die Pyrogallussäure löst sich unter Braunwerden fast momentan in der Kalilauge auf, gelangt in die Eprouvette und kann hier durch vorsichtige Neigung derselben sehr leicht auf ein höheres Niveau als ausserhalb (im Lapisglas) gebracht werden. Einige Zeit darauf fängt die inzwischen ganz dunkel gewordene Pyrogallussäure in der Eprouvette an zu steigen und bleibt, wenn schliesslich aller Sauerstoff absorbirt ist, stehen. Von diesem Augenblicke an befindet sich der Spross im sauerstofffreien Raume. Als Parallelversuch stellt man eine mit einem analogen Zweige versehene Eprouvette daneben auf und sperrt dieselbe nur mit einer dünnen Wasserschichte ab. Durch täglich 1—2mal stattfindendes Emporheben konnte die Luft in dieser Eprouvette wieder erneuert werden. Sodann wurde das Ganze im Dunkelkasten bei einer Temperatur von 16—20° C. aufgestellt.

Obwohl in beiden Fällen zwei für die Entlaubung ungemein günstige Bedingungen vorhanden waren: 1. vollständige Hemmung der Transspiration und 2. Lichtabschluss, so fielen die Blätter doch stets nur in der sauerstofferfüllten Eprouvette ab, in der anderen (sauerstofffreien) aber nicht. Bei *Abutilon* stellte sich der Blattfall innerhalb zwei, bei *Azalea* nach 2 bis 3 Wochen ein.

Die Nothwendigkeit des Sauerstoffes für den Laubfall zeigt wieder auf das Deutlichste, dass wir es entgegen der Ansicht

---

[1] Nach Th. Weyl und X. Zeitler (Liebig's Annal. d. Chemie, Bd. 205, Jahrg. 1880, 2. Heft, pag. 255) erreicht die Pyrogallussäure in diesem Gewichtsverhältniss mit Kalilauge gemengt für die Sauerstoffabsorption ihr Optimum.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

älterer Physiologen (z. B. Duhamel[1]) im Blattfalle mit einem Lebensact, mit einem organischen Process zu thun haben, der sich, wie Mohl[2] zuerst erkannte, am Grunde des Blattes in der sogenannten Trennungsschichte abspielt. Die Abhängigkeit der Entlaubung von der Gegenwart des Sauerstoffes wird auch vollkommen einleuchtend, wenn man bedenkt, dass die Ablösung des Blattes durch Theilung und das Wachsthum von Zellen eingeleitet wird — zwei physiologische Erscheinungen, deren Zustandekommen ja in der Regel an das Vorhandensein dieses Gases geknüpft ist.

VI.

Beziehungen zwischen Temperatur und Laubfall.[3]

Der Zusammenhang zwischen Entlaubung und Temperatur ist ein viel complicirterer, als es bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen möchte. Bekanntlich ist die Transspiration der Gewächse im hohen Grade von der Temperatur abhängig. Mit dem Steigen oder Sinken der letzteren steigt und sinkt auch die Transspiration. Nun wissen wir aber, dass eine bedeutende Herabsetzung der Transspiration den Blattfall bei vielen Gewächsen hervorruft, desgleichen eine ungewöhnliche Steigerung. Wir müssen daher schliessen, dass sowohl niedrige Temperatur, insoferne sie die Wasserverdunstung der Blätter bedeutend hemmt,[4] als auch erhöhte Temperatur, insoferne sie die Transspiration abnorm steigert, den Eintritt des Blattfalles begünstigen.

Ausserdem ist aber noch die Frage zu untersuchen, ob denn die Wärme nicht als solche, also ganz unabhängig von ihrer Beziehung zur Transspiration beim Blattfall eine Rolle spiele. Mir erschien dies um so wahrscheinlicher, als ja fast jeder physio-

[1] Vgl. Mohl, l. c. pag. 2.

[2] Ebenda pag. 14.

[3] Auf die Ablösung der Blätter durch Frost ist hier keine Rücksicht genommen; man vergleiche darüber die Untersuchungen von Mohl (l. c. pag. 16—17) und Wiesner. (Herbstl. Entlaubung, l. c. pag. 42 und 43.)

[4] Dieser indirecte Einfluss auf den Laubfall wurde bereits von Wiesner in seinen Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung, l. c. pag. 36 und 44 erkannt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

logische Vorgang in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältniss zur Temperatur steht und sich innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen mit verschiedener Energie vollzieht. Dies ist auch beim Blattfall zu erwarten, da die Ausbildung der Trennungsschichte — im Wesentlichen auf der Theilung und dem Wachsthum von Zellen beruhend — sich offenbar bei verschiedenen Temperaturen ungleich rasch vollziehen wird. Man wird auch hier die drei bekannten Cardinalpunkte: Minimum, Optimum und Maximum, annehmen müssen, obwohl auf den ersten Blick dagegen die alte Erfahrung zu sprechen scheint, dass die Blätter für gewöhnlich im kühlen Herbst und nicht im warmen Sommer abfallen. Bei der herbstlichen Entlaubung arbeiten eben, abgesehen von inneren Ursachen, eine Reihe von äusseren Factoren mit, so dass der Antheil, welcher jedem einzelnen Factor bei der Ablösung des Blattes gebührt, nicht klar ersichtlich, ja manchmal geradezu verdeckt wird. Dies letztere gilt wohl auch von dem directen Einfluss der Temperatur auf den Laubfall.

Ich begann leider meine Untersuchungen darüber erst im Spätherbst 1885, zu einer Zeit, in welcher die Blätter ihre Trennungsschichten schon besassen. Unter solchen Umständen konnte ich keine prägnanten Unterschiede in der Raschheit der Entlaubung wahrnehmen, als ich Zweige bei niederer (+1 bis 10° C) und mittlerer (17 bis 22° C) Temperatur im dunstgesättigten hellen Raume beobachtete. Ich suchte daher nach Zweigen, welche oft bis in den Winter hinein ihr Laub behalten, da ich hoffen durfte, dass diese ihre Trennungsschichten noch nicht oder nur zum Theil ausgebildet hatten. Solche Zweige warfen thatsächlich ihre Blätter bei höherer Temperatur reichlicher und früher ab, als bei niederer.

Die Sprosse befanden sich, hellem diffusen Licht ausgesetzt und mit ihrer Basis in Wassergefässe tauchend, unter Glasglocken im absolut feuchten Raume. Beginn des Versuches den 1. Dezember. Hier die tabellarische Übersicht der Versuchsresultate:

Versuchsdauer in Tagen	Temperatur + 1 bis 11° C.					Temperatur + 17 bis 22° C.				
	Rhamnus alpina	*Baccharis halimifolia*	*Symphoricarpus racemosus*	*Ribes alpina*	*Spiraea* sp.	*Rhamnus alpina*	*Baccharis halimifolia*	*Symphoricarpus racemosus*	*Ribes alpina*	*Spiraea* sp
	Zahl der abgefallenen Blätter					Zahl der abgefallenen Blätter				
Nach 4				2				3	2	
„ 5			6				4	5	4	2
„ 6	1		7				2	12	8	3
„ 7		1	9	5			3	17	9	5
„ 8		2	10	7			1	18	12	10
„ 10	**2**	**2**	**11**	**7**	**4**	**1**	**5**	**33**	**14**	**16**
„ 12	2	3	12	8	5	1	8	35	11	18
„ 15	2	5	14	8	15	4	8	38	11	19
„ 18	**2**	**6**	**14**	**8**	**19**	**12**	**10**	**42**	**14**	**21**

Am 18. Tage wurde der Versuch unterbrochen, da die in höherer Temperatur aufgestellten Sprosse von *Rhamnus, Symphoricarpus, Baccharis* und *Ribes* schon kahl waren.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

VII.

Anatomisches nebst Schlussbemerkungen.

Von der Ansicht ausgehend, dass ein klarer Einblick in die Physiologie des Laubfalls nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung der im Blattgrunde vorhandenen und sich kurz vor der Ablösung hervorbildenden anatomischen Verhältnisse möglich ist, habe ich diesen gelegentlich der vorhergehenden Untersuchungen stets Beachtung geschenkt und hiebei einzelne Beobachtungen gemacht, die hier kurz zusammengefasst werden sollen.

Verholzung von Grundgewebszellen in der Nähe der Trennungsschichte. Bei sehr vielen Blättern unserer Holzgewächse verholzen in unmittelbarer Nähe der Trennungsschichte bald grössere, bald kleinere Zellcomplexe, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man geeignete Schnitte mit einem der bekannten Wiesner'schen Holzreagentien, z. B. mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt. Die verholzten Zellgruppen oder Zelllagen geben sich dem Auge bereits unter Zuhilfenahme der Loupe als rothe Flecken oder Linien kund. Eine derartige Ausfärbung des Präparates empfiehlt sich schon deshalb, weil die etwa vorhandenen Schichten, wie Periderm, rundzellige Schichte, Trennungsschichte und die knapp darüber liegenden Zelllagen sich von einander ungemein scharf abheben, wodurch eine rasche Orientirung über die Anatomie des Blattgrundes ermöglicht wird. Bezüglich der Verholzung im Blattgrunde konnte ich bei dicotylen Pflanzen folgende Fälle unterscheiden.

Die Verholzung erstreckte sich 1. nur auf das unterhalb der Trennungsschichte liegende Periderm, 2. nur auf die rundzellige Schichte *(Ulmus campestris)*, 3. nur auf die oberhalb der Trennungsschichten gelegenen Zelllagen *(Tilia parvifolia)*, 4. auf zwei *(Gymnocladus canadensis)* oder alle drei der genannten Lagen, 5. auf gar keine *(Ligustrum vulgare)*.

Die Verholzung greift in den einzelnen Schichten entweder durch den ganzen Querschnitt des Blattgrundes um sich — und dies ist der gewöhnliche Fall — oder nur in den perifer gelegenen Partien.

Einschnürung des Gefässbündels im Blattgrunde. Auf diese für die erleichterte Ablösung des Blattes offenbar sehr

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wichtige Thatsache hat zuerst Wiesner aufmerksam gemacht.[1] Der genannte Autor sagt: „Durch Anfertigung von Querschnitten durch die Blattbasis kann man sich leicht überzeugen, dass die nach unten zu an allen Laubblättern sich theilenden Gefässbündel an Volumen abnehmen, indem ihre Querschnitte nach unten hin kleiner werden. Die grösste Verengung finde ich in jenem Abschnitte des Blattgelenkes, den die Trennungsschichte einnimmt.... Stets aber habe ich in dem herbstlich veränderten Blattgelenke nach dem Grunde hin eine Verminderung der Bastzellen und Gefässe beobachtet."

Diese interessanten Angaben sind merkwürdigerweise bisher so gut wie unbeachtet geblieben, obwohl es leicht gelingt, sich bei vielen Blättern von der Richtigkeit derselben zu überzeugen. Ich habe an zahlreichen Blättern die selbstverständlich schon von Anfang an vorhandene Einschnürung des Gefässbündels, sowie die Reducirung der derberen Elemente in der Trennungslinie bemerkt und empfehle als ein in dieser Beziehung sehr günstiges Object *Azalea indica*. Hier ist der Holzkörper in der Trennungsschichte ungefähr $^1/_2$mal schmäler als unmittelbar darüber. Ganz analoge Verhältnisse sind von v. Höhnel[2] für viele Zweigsabsprünge *(Salix)* beobachtet worden.

Einschnürung des Blattgrundes. Die Blätter mancher Pflanzen zeigen am Blattgrunde eine höchst auffallende, oft ganz unvermittelt auftretende Verschmälerung. Betrachtet man die Blattbasis einer *Echeveria*, *Pereskia* oder *Crassula*, so würde man bei oberflächlicher Beobachtung glauben, dass der Blattgrund mit breiter Fläche dem Stengel aufgewachsen ist. Dies ist jedoch keineswegs der Fall, denn thatsächlich wird der organische Verband zwischen Blatt und Stengel nur durch eine kleine centrale Partie des Blattgelenkes vermittelt, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man das Blatt an seiner Basis vom Stamme ablöst. Folgende Zahlen sollen die Grösse der Einschnürung veranschaulichen.

---

[1] Herbstl. Entlaubung, l. c. pag. 41.

[2] Fr. v. Höhnel, weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. Mitth. aus d. forstl. Versuchswesen Österr., Bd. II, 2. Heft, Separatabdr. pag. 11. Wien 1879.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

	Grösster Blattgrunddurchmesser	Breite des schmalen Verbindungsstückes
Pereskia aculeata . . .	3·4 Mm.	0·8 Mm.
Echeveria sp.	4·8 „	1·4 „
Crassula obligua	5·0 „	1·0 „

Erwägt man, dass bei manchen dieser Pflanzen *(Pereskia)* an der eingeschnürten Stelle die derben Elemente des Gefässbündels bedeutend zurücktreten und viel zarter ausgebildet sind, so leuchtet ein, dass bei derlei anatomischen Einrichtungen die Ablösung des Blattes sich sehr leicht vollziehen wird.

Die geschilderten Verhältnisse sind keineswegs auf die genannten Pflanzen beschränkt, sie finden sich mitunter auch bei Holzgewächsen, nur in viel minderem Grade, oft gar nur auf einer Seite des Blattgrundes[1] *(Juniperus communis, Gingko biloba, Ligustrum vulgare, Viscum album* etc.)

Trennungszone einiger Coniferen. Obwohl man die Anatomie des Blattgelenkes bei den verschiedensten Pflanzenordnungen genau untersucht hat, existiren doch keine diesbezüglichen Angaben über die Blätter der Coniferen. Ich fand nur eine einzige Bemerkung bei v. Mohl[2] über *Gingko biloba*, aus welcher hervorgeht, dass der Blattgrund ganz ähnlich gebaut ist wie der vieler Laubhölzer und nichts Abweichendes darbietet. Dagegen bieten die Blätter anderer Coniferen so viel Eigenartiges und auch Interessantes, dass ich es mir nicht versagen will, das Wichtigste darüber mitzutheilen.

Abies excelsa. Das Blatt der Fichte sitzt auf einem sogenannten „Blattkissen", welches nach der Ablösung des Blattes am Stamme verbleibt. Ein Längsschnitt durch die Basis einer

[1] Ähnliches findet sich nach v. Höhnel (Ablösungsvorgang, l. c. pag. 11.) bei Zweigabsprüngen von *Thuja occidentalis* und den Kurztrieben der Kiefer, nach meinen Beobachtungen an den abfallenden Zweigen von *Tamarix gallica.*

[2] l. c. pag. 9 und 12.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ein- oder mehrjährigen Nadel zeigt sofort an der Grenze zwischen Blattkissen und Blattgrund eine höchst auffallend gebildete Trennungszone. Diese verläuft in einem flachen nach oben convexen Bogen und besteht aus zwei Schichten. Die eine setzt sich gewöhnlich aus zwei bis drei Lagen von in der Richtung der Blattachse ziemlich gestreckten Sklerenchymzellen zusammen. Dieselben sind porös verdickt, stark verholzt und besitzen je einen Zellkern. Die andere ist viel weniger auffallend, weil geringer entwickelt und besteht aus kurzen, polyedrischen, gleichfalls in zwei bis drei Lagen vorhandenen Sklerenchymzellen. An der Grenze zwischen diesen beiden Sklerenchymschichten findet die Ablösung des Blattes statt. Daher findet man den Grund der abgetrennten Nadel von der oberen die Narbe des Blattkissens von der unteren Sklerenchymplatte bedeckt. Von der letzteren haften gewöhnlich einige an dem fallenden Blattgrund fest. Ob in der kleinzelligen Sklerenchymzone vor dem Blattfall Theilungen eintreten, konnte ich nicht beobachten.

Abies pectinata. Das Blatt sitzt am Zweige mit verbreitertem Grunde fest. An der Grenze zwischen beiden ist eine unbedeutende Einschnürung zu bemerken, von welcher die mehr minder braungefärbte, zumeist aus 2—3 Zelllagen bestehende Trennungszone ausgeht. Auch hier besitzen die Zellen einen wenn auch nur wenig ausgesprochenen sklerenchymatischen Charakter. Sie sind polyedrisch, verholzt und führen nicht selten kleine Krystalle von oxalsaurem Kalk. Unmittelbar darüber bildet sich die Trennungsschichte, eine gewöhnlich nur zwei Zelllagen umfassende, kleinzellige, plasmareiche Gewebsplatte, die sich von dem darüber liegenden Grundgewebe nur wenig abhebt. Beim Blattfall bleibt die Sklerenchymschichte am Zweige zurück und bedeckt die Narbe.

Larix europaea. Durch das unvermittelte Aufeinanderstossen von kleinen polyedrischen Sklerenchymzellen auf zarte, fast eben so grosse Parenchymzellen kommt eine scharf markirte Trennungszone zu Stande. Die verholzten Parenchymzellen gehen nach unten allmählich in Periderm, nach oben ohne Übergang in zartwandiges Parenchym über, aus welchem offenbar die Trennungsschicht sich hervorbildet. Ganz ähnlich verhält sich *Cedrus Deodora*, deren Nadeln auf einem ziemlich langen Blattkissen sitzen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Taxus baccata. Ich untersuchte verschieden alte, selbst fünfjährige Nadeln, konnte jedoch weder das Vorhandensein einer Trennungszone, noch einer Trennungsschichte nachweisen. Offenbar bildet sich die letztere erst ganz kurz vor dem Abfall des Blattes aus. Ich suchte die Bildung der Mohl'schen Schichte durch Einstellen der Zweige in einem finsteren, dunstgesättigten Raum, oder durch mangelhafte Wasserzufuhr hervorzurufen — allein vergebens. Die Eibe ist diesen Einflüssen gegenüber ungemein resistent.

Auf pag. 176—178 wurden einige anatomische Thatsachen angeführt, welche eine leichtere Lostrennung des Blattes vom Sprosse ermöglichen. Eine der wichtigsten Fragen jedoch, welche Umstände die Isolirung der Zellen in der Trennungsschichte überhaupt bedingen, wurde bisher noch nicht erörtert.

Nach den Untersuchungen von Wiesner[1] lösen die organischen Säuren, welche bei gehemmter Transspiration in Folge der Stagnation der Zellsäfte nachweislich reichlich entstehen, die Mittellamellen der betreffenden Zellen auf. Der genannte Autor konnte sogar Blätter, deren Trennungsschichten bereits angelegt waren, durch Einlegen in Auflösungen organischer Säuren nach einigen Tagen zur Ablösung bringen.[2]

Van Tieghem und Guignard[3] stellten vor nicht langer Zeit die Behauptung auf, dass kurz vor Abfall des Blattes eine mittlere Zone der Trennungsschichte resorbirt wird, die übrigbleibenden Zellen sodann aufeinander zuwachsen, in Folge grossen Turgors gegeneinander drücken und auf diese Weise das Gefässbündel zerreissen. Ich habe mich bei verschiedenen dicotylen Blättern bemüht, eine solche Resorption aufzufinden, allein ich gelangte stets zu einem negativen Resultat. Abgesehen von dem Gefässbündel, dessen Elemente zumeist zerreissen, fand ich die Trennungszellen vollständig intact, oft bedeutend vergrössert, zusammen mitunter einen mehligen Belag bildend.

---

[1] l. c. pag. 44.

[2] l. c. pag. 39.

[3] *Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles. Bull. soc. bot. France,* T 29, pag. 312—317. Ein Referat darüber von mir findet sich im bot. Centralblatt. Bd. 17. pag. 72.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei Beantwortung unseres Problems scheint es mir passend, auf verwandte Erscheinungen vergleichend auszublicken und sich zu fragen, welcher Mittel sich denn die Pflanze bedient, wenn es sich um die Isolirung von Zellen, um die Auflösung von Mittellamellen oder ganzer Membrantheile handelt. Solche Processe kommen in der Pflanze sehr oft vor: die Querwände junger zum Aufbau von Gefässen bestimmten Zellen verschwinden häufig ganz, das Celluloseendosperm vieler Palmensamen wird bei der Keimung resorbirt, Pilzhyphen durchbohren spielend leicht die Membran ihrer Wirthe, die Zellen im Fruchtfleische von *Ligustrum vulgare* und *Symphoricarpus racemosus* gehen mit glatten Wänden aus dem Verbande, selbst todte Pflanzentheile zerfallen in bakteriösen Flüssigkeiten in ihre Elemente.

Alle diese Vorgänge erklären sich in einfacher Weise durch die Einwirkung eines celluloselösenden Ferments. Es ist mir daher im hohen Grade wahrscheinlich, dass auch bei der Ablösung des Blattes in der Trennungsschichte ein solches Ferment auftritt und die Auflösung der Mittellamellen besorgt.

Wiesner[1] hat jüngst die schöne Entdeckung gemacht, dass die Gummibildung in der Pflanze durch die Wirkung eines Fermentes auf die Zellmembran zu Stande kommt. Als ich davon Kenntniss erhielt, kam ich auf die Vermuthung, ob nicht zur Zeit des Blattfalls im Blattgelenke dieses oder ein ähnliches Ferment auftritt und die Auflösung der Mittellamellen bedingt. In der That konnte ich mich bei sehr vielen Blättern von der Gegenwart eines solchen Fermentes überzeugen, und zwar mit Hilfe der von Wiesner zum Nachweis seines Gummiferments angegebenen prachtvollen Farbenreaction (Orcin + Salzsäure). Behandelt man geeignete Schnitte nach der von Wiesner empfohlenen Methode[2] mit Orcin und Salzsäure, so färben sich in der Kälte bloss die verholzten Elemente violett, erwärmt man dann bis zur Siedehitze (am Objectträger), so färbt sich der Plasmainhalt vieler Zellen des Blattgrundes violett oder blau, am meisten aber der Inhalt

---

[1] Über das Gummiferment. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Jahrg. 1885, Bd. 92.

[2] Gummiferment. l. c. pag. 20 etc.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der die Trennungsschichte bildenden Zellen. (*Evonymus japonicus, Azalea indica, Aesculus Hippocastanum, Fraxinus excelsior, Tilia parrifolia* etc.) Hier wird also das Gummiferment in grosser Menge gebildet, in grösserer als in den anderen Zellen des Blattgrundes und den daranstossenden Geweben.

Hiermit lässt sich auch die Ansicht von Wiesner, wonach organische Säuren bei der Isolirung der Zellen in der Trennungsschichte betheiligt sind, vereinigen, da die Wirkung von Fermenten durch die Gegenwart von Säuren nach mehrfachen Angaben unterstützt wird.

VIII

Die wichtigeren Resultate der vorhergehenden Untersuchungen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen.

1. Wird die Transspiration von Zweigen, welche stark zu transspiriren gewöhnt sind, plötzlich gehemmt, so werfen sie die Blätter ab (Wiesner).

Pflanzen, welche feuchte Atmosphäre lieben, behalten oft monatelang im dunstgesättigten Raume ihr Laub.

2. Eine nicht allzu rasche, aber continuirliche Herabsetzung des Wassergehaltes im Blattgrunde führt zur Anlage der Trennungsschichte und in vielen Fällen auch zur Ablösung der Blätter.

Die letztere wird in auffallender Weise begünstigt und beschleunigt, wenn der Turgor des Blattgrundes durch reiche Wasserzufuhr rasch gesteigert wird (Wiesner).

3. Es ist im Wesentlichen gleichgiltig, ob das Welken der Pflanzen durch gesteigerte Transspiration, durch mangelhafte Wasserzufuhr oder durch beide zugleich herbeigeführt wird; von Wichtigkeit ist jedoch, dass das Welken nicht allzurasch eintritt, weil die Blätter sonst vertrocknen, bevor sie noch Zeit gefunden, ihre Trennungsschichten zu bilden.

4. Abgeschnittene Zweige, welche ihrer Organisation wegen sehr langsam transspiriren, werfen ihre Blätter selbst an der Luft liegend ab. (Succulente Pflanzen, Fichte, Tanne, Begonia etc.)

5. Auf mangelhafter Wasserzufuhr beruht auch die Thatsache, dass abgeschnittene und mit ihrer Basis ins Wasser ein-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gestellte Zweige ihr Laub früher verlieren als analoge am Baume verbliebene und ferner, dass viele Gewächse in Folge starker Schädigung des Wurzelsystems beim Verpflanzen aus freiem Lande in Töpfe oft einen grossen Theil ihres Laubes einbüssen.

6. Durch stagnirende Bodennässe kann gleichfalls das Wurzelsystem geschädigt und bei vielen Pflanzen hiedurch theilweise oder völlige Entblätterung herbeigeführt werden.

7. Lichtmangel bewirkt Entlaubung. Am empfindlichsten erweisen sich stark transspirirende Pflanzen mit krautigen Blättern *(Coleus)*, weniger empfindlich Gewächse mit lederigem, stark cuticularisirtem Laub *(Azalea, Rhododendron, Abies pectinata)*, fast gar nicht empfindlich einzelne wintergrüne Coniferen (Eibe, Föhre).

8. Der Einfluss der Temperatur auf den Blattfall ist ein sehr complicirter. Sie wirkt indirect durch Beeinflussung der Transspiration, aber auch direct, ganz unabhängig von der letzteren. Es fallen nämlich im dunstgesättigten Raume Blätter, deren Trennungschichten noch nicht oder eben erst angelegt wurden, bei höherer Temperatur (17—22° C.) viel reichlicher und früher ab als bei niederer (1—10° C.).

9. Sauerstoff ist eine wesentliche Bedingung des Laubfalles. Erschwerter Luftzutritt verzögert bereits den Laubfall. Daher lösen sich denn auch unter Wasser getauchte Blätter viel später ab, als in feuchter Luft befindliche.

10. Mit Rücksicht auf analoge Vorgänge in der Pflanze und mit Rücksicht darauf, dass Wiesner's jüngst entdecktes Gummiferment bei vielen Pflanzen gerade in der Trennungsschichte in reichlichem Masse nachgewiesen werden konnte, erscheint es sehr wahrscheinlich, dass die Auflösung der Mittellamellen beziehungsweise die Isolirung der Zellen hier durch ein celluloseumbildendes Ferment vollzogen wird, wobei organische Säuren unterstützend eingreifen.

11. Die Arbeit enthält ferner neue Beobachtungen anatomischer Natur über die Verholzung von Gewebeschichten in der Nähe der Trennungsschichte, über die Einschnürung des Blattgrundes und über das Blattgelenk von Coniferen.